Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Über den Entleerungsapparat der inneren Drüsen einiger Rutaceen

von

G. Haberlandt,

c. M. k. Akad.

(Mit 2 Tafeln.)

Einleitung.

Einrichtungen zur Entleerung des Secretes der inneren Drüsen sind bisher noch nicht bekannt geworden. Ältere und neuere Pflanzenanatomen haben im Gegentheile eine Absonderung des Secretes nach aussen direct in Abrede gestellt, und diese Auffassung hat auch in der Bezeichnung »Secretbehälter« ihren terminologischen Ausdruck gefunden. So sagt schon D. H. F. Link[1] von den »unechten Glandeln«, zu denen er u. A. die Drüsen von *Hypericum* und *Dictamnus* rechnet, dass sie »zwar einen besonderen Saft zu enthalten scheinen, aber nicht nach aussen absondern«. A. P. de Candolle spricht in seiner Pflanzenphysiologie[2] von Säften, die zwar »von drüsigen Körpern bereitet werden, die aber dazu bestimmt sind, im Organismus zu bleiben oder doch denselben nur nebenbei oder zufällig verlassen«. Er rechnet dazu bei den Pflanzen die flüchtigen Öle und harzigen Säfte. F. Unger,[3] der den von Meyen eingeführten Ausdruck »innere Drüsen« acceptirt, bemerkt ausdrücklich: »Alle diese Drüsen besitzen keine Ausführungsgänge. Sie bewahren das Ausführungsproduct entweder innerhalb der Zellen, oder scheiden es in ringsum geschlossene Intecellularräume ab«. In den meisten neueren Lehr- und Handbüchern,

[1] Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen, 1807, S. 116.

[2] Übersetzung von J. Röper, Stuttgart und Tübingen, 1833, I. Bd., S. 185,

[3] Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855, S. 213.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sowie Specialabhandlungen wird aber die Frage, ob bei inneren Drüsen eine normale Entleerung des Secretes nach aussen vorkomme, überhaupt nicht aufgeworfen. Es wird beinahe als selbstverständlich betrachtet, dass dies nicht der Fall ist.[1]

In der vorliegenden Mittheilung soll nun gezeigt werden, dass die inneren Drüsen verschiedener Rutaceen (im Sinne von Engler und Prantl) einen wohl differenzirten Entleerungsapparat besitzen. Ich habe denselben am genauesten bei *Ruta graveolens* untersucht, einer Pflanze, deren innere Drüsen bekanntlich in histologischer und entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht zu den beststudirten gehören.

Ruta graveolens.

Die Fiederblättchen besitzen auf Ober- und Unterseite subepidermale Drüsen, deren schizogen angelegter und lysigen erweiterter Drüsenraum von einem grossen Tropfen ätherischen Öles erfüllt ist. Betrachtet man die Oberfläche eines Blättchens mit einer starken Lupe, so sieht man die flachen, rundlichen Grübchen, unter denen die Drüsen liegen. Biegt man nun, während man mit der Lupe beobachtet, ein frisches turgescentes Fiederblättchen etwa halbkreisförmig um, so sieht man, dass sich auf der convexen Seite während der Biegung zahlreiche Grübchen plötzlich mit einem Secrettröpfchen füllen. Die mikroskopische Untersuchung eines Oberflächenschnittes lehrt sodann, dass das Secret durch eine bei der Biegung entstandene Spalte zwischen den die Drüse bedeckenden, abweichend gestalteten und gebauten Epidermiszellen herausgetreten ist. Ich will diese schon seit langem bekannte Zellgruppe, die den passiven Bestandtheil des Entleerungsapparates bildet, mit Rauter[2] als den Deckel der Drüse, die Zellen, die ihn zusammensetzen, als Deckel- oder kürzer als Deckzellen[3] bezeichnen. An

---

[1] Vergl. z. B. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., S. 184 ff.; de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, S. 141 ff.

[2] Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissensch., XXI. Bd., S. 19 (Separatabdruck).

[3] Diese Bezeichnung wurde bereits von Höhnel gebraucht (vergl. dessen weiter unten citirte Abhandlung).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

letzteren unterscheide ich ausser den Aussen- und Innenwänden noch die Rückenwände, mit welchen die Deckzellen an die benachbarten gewöhnlichen Epidermiszellen grenzen, und die Spaltwände, durch deren Trennung die Ausführungsspalten entstehen.

Zunächst soll nun der Deckel eingehend beschrieben werden.

Derselbe besteht aus einer scharf umschriebenen, unter das Niveau der Epidermis eingesenkten, rundlichen oder etwas gestreckten Gruppe von umgewandelten Epidermiszellen (Taf. I, Fig. 1—4). Ihre Zahl hängt von der Grösse der Drüse ab; über den kleinsten Drüsen sind bloss 2, über den grössten 7 bis 8 Deckzellen vorhanden, gewöhnlich sind es ihrer 4 in der auf Taf. I, Fig. 1 und 4 angegebenen Lagerung. Entwickelungsgeschichtlich geht der Deckel aus einer einzigen Protodermzelle hervor, die sich in der Regel durch zwei bogige, anticline Wände zunächst in 3 Zellen theilt; die mittlere zerfällt dann noch in 2 Zellen (Fig. 17), so dass sich daraus die vorhin erwähnte Lagerung der Deckzellen ergibt. Häufig zeigt die protodermale Urmutterzelle auch einfache Kreuztheilung (Fig. 15, 16). Besteht der Deckel aus mehr als 4 Zellen, so ist die Theilungsfolge eine ziemlich variable (Fig. 18). Wenn er von bloss 2 Zellen gebildet wird, so erinnert er lebhaft an einen Spaltöffnungsapparat (Fig. 5).

Bei *Ruta graveolens* ist das Protoderm am Aufbau des Drüsenkörpers nicht betheiligt. Es unterbleiben hier also jene periklinen Theilungen der 4 jungen Deckzellen, welche Rauter bei der Entstehung der inneren Drüsen von *Dictamnus Fraxinella* beobachtet hat.[1]

Auf Querschnitten sind die angeschnittenen, also turgorlosen Deckzellen meist ansehnlich niederer als die angrenzenden Epidermiszellen (Fig. 9, 12); die intacten, stark turgescirenden Deckzellen dagegen wölben ihre Innenwände stark gegen den Drüsenraum vor, so dass unter den niederen Spaltwänden eine Rinne entsteht, welche die vom Drüsenraum aus erfolgende Spaltung der Wände begünstigt (Fig. 11).

[1] L. c. S. 21.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der Inhalt der Deckzellen unterscheidet sich nicht wesentlich von dem der angrenzenden Epidermiszellen. Im Plasmaschlauche liegt an der Rückenwand oder dieser genähert der meist spindelförmige, seltener rundliche Zellkern, den man am besten durch Hämatoxylinfärbung sichtbar macht (Fig. 4). Die Kerne der Epidermiszellen sind ähnlich gestaltet, doch meist etwas kleiner. Zuweilen enthalten die Deckzellen kleine Stärkekörnchen in spärlicher Anzahl, die den Epidermiszellen fehlen. Der Zellsaft ist ziemlich gerbstoffreich, und zwar im Deckel sowohl, wie in der gewöhnlichen Epidermis.

Am interessantesten ist das Verhalten der Zellwände. Die Rücken- und Innenwände der Deckzellen bieten nichts Besonderes dar. Erstere verhalten sich wie die Seitenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen und sind wie diese mit Tüpfeln versehen. Die Innenwände sind an intacten lebenden Deckzellen zart, an angeschnittenen mehr minder gequollen. Die Aussenwände sind dünner als die der gewöhnlichen Epidermis. Die Spaltwände fallen durch ihre starke Lichtbrechung und vollkommen glatte Begrenzung auf. Sie zeigen niemals Tüpfel; dementsprechend löst sich bei Plasmolyse der Plasmaschlauch meist glatt von ihnen ab und zieht sich gegen die Rückenwände zurück. An älteren Blättern sind die Spaltwände meist auch etwas dicker als die Seitenwände der benachbarten Epidermiszellen.

Bei Betrachtung von Querschnitten sieht man, dass die Spaltwände aus einer dickeren glänzenden Mittelschicht bestehen, welche sich mit den unten zu erwähnenden Tinctionsmitteln intensiv färbt, und dass an diese Mittelschicht beiderseits zarte Celluloselamellen angrenzen (Fig. 6). Die Mittelschicht ist an ihrem unteren Rande, wo sie in die Innenwände der Deckzellen einspringt, gewöhnlich etwas verdickt; im Querschnitt sieht diese Verdickung knötchenförmig aus. Auf die morphologische Bedeutung dieser Mittelschicht werde ich später zurückkommen.

In auffallender Weise weichen die Aussenwände, besonders aber die Spaltwände der Deckzellen in ihrer stofflichen Zusammensetzung von den Aussen- und Seitenwänden der Epidermis ab. Behandelt man Oberflächenschnitte

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit Chlorzinkjod, so heben sich die rein violetten Drüsendeckel sehr schön von den schmutzig gelbvioletten Epidermiszellen ab. Es rührt dies davon her, weil in den Aussenwänden der Deckzellen die den Cuticularschichten der gewöhnlichen Epidermiszellen entsprechenden Membranschichten nicht cutinisirt sind. Von den violetten Aussenwänden heben sich die stark gequollenen Spaltwände sehr scharf ab, weil dieselben bloss in ihren äussersten Schichten, den Celluloselamellen, Violettfärbung zeigen, während die gequollene »Mittelschicht« vollkommen farblos bleibt. Bloss an den Ansatzstellen der Spaltwände an die Rückenwände zeigen die ersteren keine Quellung und weisen durch ihre gelbbraune Färbung auf die hier vorhandene Cutinisirung hin.

Charakteristische Färbungen erzielt man mit Farbstoffen, die das Vorhandensein von Pectinstoffen erkennen lassen.[1] Nach Behandlung mit sehr schwacher Safranin-Lösung heben sich auf Oberflächenschnitten die Drüsendeckel als lichte blassgelbe Inseln von der kirschrothen Epidermis ab. Auf Querschnitten sieht man, dass sich die kirschroth gefärbten Cuticularschichten der Epidermiszellen in den Aussenwänden des Deckels in eine orangegelb gefärbte Zellwandschicht fortsetzen, und dass auch die Spaltwände, respective ihre Mittelschichten, diese Farbe angenommen haben. Bei etwas stärkerer Concentration der Lösung färben sich diese intensiv scharlachroth.

Mit Methylenblau färben sich die Aussenwände des Deckels nicht stärker als die der gewöhnlichen Epidermis, dafür nehmen aber die Spaltwände eine intensiv blaue Färbung an. Nur dort, wo diese Wände an die Rückenwände ansetzen, weisen sie einen schmalen ungefärbten oder nur blass gefärbten Membranstreifen auf. Nach Tinction mit Delafield'scher Hämatoxylinlösung treten die Drüsendeckel auf Oberflächenschnitten besonders deutlich hervor. Ihre Aussenwände sind violett gefärbt, die Spaltwände fallen durch ihre tief schwarzviolette Färbung auf, während die Rückenwände und die Seitenwandungen der gewöhnlichen Epidermiszellen nur ganz

[1] Vergl. Strasburger, Das bot. Practicum, III. Aufl., S. 134 ff.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schwach tingirt sind (Fig. 3, 4). An den Spaltwänden bleibt wieder jener schmale Membranstreifen an den äusseren Ansatzlinien ungefärbt. Auf Querschnitten sieht man sehr deutlich, wie sich an die in die Rückenwände einspringenden Leisten der Cuticularschichten als unmittelbare Fortsetzung letzterer ein etwas weniger dicker, schwarzviolett gefärbter Schichtencomplex anschliesst, an welchen gegen das Zelllumen zu noch die etwas dünneren ungefärbten Celluloseschichten grenzen (Fig. 7). Am äusseren Rand der Aussenwände ist der Übergang der tiefgefärbten Schichten gegen die Cuticularleisten zu kein allmäliger, sondern ein ziemlich plötzlicher. Die Grenze prägt sich oft recht scharf aus. Die Spaltwände erscheinen bis auf ein äusserst zartes Innenhäutchen, die Fortsetzung der Celluloseschichten der Aussenwände, in ihrer ganzen Dicke tief schwarzviolett gefärbt. Es ist also wieder die Mittelschicht, die sich färbt.

Mit dem als ein vorzügliches Mittel zur Tinction der Pectinverbindungen empfohlenen Rutheniumroth[1] erzielte ich dagegen keine charakteristische Färbung. Die Celluloseschichten der Epidermisaussenwände, sowie die Seiten- und Innenwände der Epidermiszellen färbten sich nämlich ebenso intensiv, meist sogar noch intensiver als die Aussen- und Spaltwände der Deckzellen. Trotzdem wird man auf Grund der übrigen Farbenreactionen auf einen bedeutenden Gehalt der Aussen- und besonders der Spaltwände des Deckels an Pectinstoffen schliessen dürfen.

Daneben ist aber den ebengenannten Membrantheilen auch ziemlich reichlich Callose eingelagert. Behandelt man Oberflächenschnitte mit wässeriger Anilinblaulösung, der einige Tropfen Essigsäure zugesetzt sind, so färben sich die Aussenwände der Epidermiszellen sowohl, wie jene der Deckzellen blau. An diesen werden auch die Spaltwände bis auf den schon oben erwähnten Ansatzstreifen gefärbt. Nach 24stündigem Verweilen der tingirten Schnitte in verdünntem Glycerin sind die gewöhnlichen Epidermiszellen ganz entfärbt, die Deckel bilden jetzt schön blaue Inseln in der farblosen Epidermis (Fig. 14). Die Aussenwände der Deckzellen zeigen einen mehr

[1] Vergl. Strasburger, Das bot. Practicum, III. Aufl., S. 136.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

blauvioletten Ton, der aber nicht ganz bis zu den Rückenwänden reicht, die Spaltwände sind sehr intensiv gefärbt und zeigen einen Stich ins Grünliche. Auf Querschnitten sieht man wieder, dass bloss die den Cuticularschichten der gewöhnlichen Epidermiszellwände entsprechenden äusseren Schichten gefärbt sind, während die Spaltwände anscheinend in ihrer ganzen Dicke gefärbt erscheinen (Fig. 13). Färbt man Oberflächenschnitte mit Corallin-Soda und wäscht nachträglich in Sodalösung aus, so nehmen die Spaltwände des Deckels eine schön rosenrothe Farbe an, während die Seitenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen farblos bleiben.

Sehr instructive Bilder erhält man, wenn man Oberflächenschnitte mit concentrirter Schwefelsäure behandelt. Die Spaltwände werden nicht vollständig aufgelöst, an den Rückenwänden bleiben cuticularisirte Membranzapfen übrig, welche sich spalten und so in zwei sehr zarte, spitze Gabeläste auslaufen (Fig. 10). Die Vergleichung mit Querschnitten lehrt, dass man es hier mit isolirten Cuticularfasern zu thun hat, welche in die Seitenwände (Spaltwände) einspringen, und die dort, wo sie an die Rückenwände grenzen, am stärksten sind, während sie gegen das Centrum des Deckels zu immer zarter werden und sich schliesslich ganz verlieren. Diese Cuticularfasern über den Spaltwänden entsprechen den obersten Theilen der Cuticularleisten über den Seitenwänden der gewöhnlichen Epidermiszellen; während sie aber bei letzteren Vorsprungsbildungen der Cuticularschichten der Aussenwände sind, treten sie an den Deckzellen als isolirte Bildungen auf, weil eben in den Aussenwänden des Deckels an Stelle der Cuticularschichten pectin- und callosehaltige Membranschichten auftreten, die sich in Schwefelsäure lösen. Die Spaltung dieser Cuticularleisten erfolgt durch Auflösung der sie durchziehenden Mittellamelle, der offenbar eine starke Quellung vorausgeht, so dass die beiden gegen die Mitte des Deckels zu immer zarter werdenden Leistenhälften mehr minder auseinanderspreizen.

Wir gelangen nach dem Vorausgegangenen betreffs des Baues der Aussen- und Spaltwände des Deckels zu folgender Auffassung (vergl. die schematische Fig. 8): Die Cuticularschichten der gewöhnlichen Epidermiszellen — erstere in

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

rein morphologischem Sinne genommen — finden, sowie auch die Celluloseschichten, in den Aussenwänden der Deckzellen ihre Fortsetzung. Allein die den Cuticularschichten morphologisch entsprechenden Membrantheile *(pe)* sind hier nicht cuticularisirt, sondern enthalten statt Cutin Pectinstoffe und Callose. Bloss über den Spaltwänden sind faserförmige cuticularisirte Leisten übrig geblieben *(cuf)*. Da sich die den Cuticularschichten morphologisch entsprechenden Membrantheile der Aussenwände direct in die gleichfalls pectin- und callosehältige Mittelschicht *(ms)* der Spaltwände fortsetzen, so ist diese einer breiten, die Spaltwand ihrer ganzen Höhe nach durchsetzenden Cuticularleiste gleichzusetzen, die eben dieselbe chemische Metamorphose erfahren hat, wie die Cuticularschichten der Aussenwände. In dieser Leiste lässt sich unter besonders günstigen Umständen noch eine überaus zarte Mittellamelle *(ml)* nachweisen, die auch die vorhin erwähnte Cuticularfaser durchsetzt, also bis zur Cuticula reicht. Durch ihre Spaltung erfolgt bei einer Biegung des Fiederblättchens die Entstehung der Ausführungsspalte.

Dieselbe reicht am Rande des Deckels nie bis zu den Rückenwänden der Deckzellen (Fig. 1—3). Der bei den oben erwähnten Färbungen untingirt bleibende schmale Ansatzstreifen der Spaltwände an den Rückenwänden bleibt ungespalten. Ob die zarte Cuticula über den Spaltwänden zerrissen oder schon vorher aufgelöst wird, liess sich nicht entscheiden. Die Ränder der Ausführungsspalte sind vollkommen glatt. Entsprechend dem Verlaufe der Spaltwände ist die Spalte entweder mehr minder ×förmig, wenn nämlich alle Spaltwände der vier Deckzellen sich spalten (Fig. 3), oder sie ist bloss zweimal geknickt, wenn von den fünf Spaltwänden zwei ungespalten bleiben (Fig. 1). Dies ist sehr häufig der Fall, wenn das Blättchen nicht zu stark gebogen wurde. Sind mehr als vier Deckzellen vorhanden, so ist die Form der Ausführungsspalte natürlich sehr variabel, zumal gewöhnlich einige Spaltwände intact bleiben.

In der Querschnittsansicht ist die Ausführungsspalte entweder von oben bis unten annähernd gleich breit (Fig. 12), oder sie verengt sich in der Mitte durch Vorwölbung der zarten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Spaltwände (Fig. 9, 13), so dass die Ähnlichkeit mit dem Porus eines Spaltöffnungsapparates nicht zu verkennen ist. Man kann an ihr manchmal geradezu einen Vorhof, eine Centralspalte und einen Hinterhof unterscheiden.

Die Weite der Ausführungsspalte schwankt zwischen 1 bis 4 μ.

Bei der Bildung der Spalte findet eine ihrer Weite entsprechende, oft ziemlich beträchtliche Verkürzung des Breitendurchmessers der betreffenden Deckzellen statt. Diese Verkürzung kann von vorneherein auf zweierlei Weise zu Stande kommen: entweder durch eine blosse Abrundung der stark turgescirenden, von einander getrennten Deckzellen, wobei sich die Aussen- und Innenwände entsprechend vorwölben würden; oder durch die elastische Contraction der stark gedehnt gewesenen Aussenwände und eine stärkere Vorwölbung der Innenwände. Da nach Aufhebung des Turgors der Deckzellen durch Anschneiden (an dünnen Oberflächenschnitten) oder durch Plasmolyse die Weite der Ausführungsspalte, oder genauer gesagt, der Abstand ihrer Aussenwände keine Änderung erfährt, so erscheint mir die erstere Alternative ausgeschlossen zu sein; man hat offenbar eine elastische Contraction der Aussenwände senkrecht zum Spaltenverlaufe anzunehmen.

Ich gehe nun zur Mechanik der Entleerung des Secretes und den übrigen damit in Zusammenhang stehenden Bauverhältnissen der Drüse über.

Wenn man ein Fiederblättchen biegt, so treten auf der convexen Zugseite sehr zahlreiche, auf der concaven Druckseite nur wenige Secrettröpfchen aus. Es folgt daraus, dass zwar eine beträchtliche Steigerung des Druckes, den der Drüseninhalt auf den Deckel ausübt, genügen kann, um die Spaltung der weichen Mittelschichten der Spaltwände herbeizuführen, dass aber ein senkrecht zur Flächenausdehnung der Spaltwände auf diese ausgeübter Zug die Spaltung sehr wesentlich begünstigt. Die Orientirung der Spaltwände des Deckels nach verschiedenen Richtungen hat augenscheinlich den Zweck, dass bei jeder beliebigen Krümmung, respective Zugrichtung, mehr minder entsprechend orientirte Spaltwände zugegen sind. Ein blosser Zug reicht aber für sich allein nicht aus, um die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Entstehung der Ausführungsspalten herbeizuführen. Wenn man angewelkte Fiederblättchen biegt, so tritt auch auf der convexen Zugseite nur ausnahmsweise ein Secrettröpfchen aus. Dieser Versuch lehrt zugleich, dass der zur Spaltbildung erforderliche Druck des Drüseninhaltes nicht etwa durch die Biegung allein bewirkt wird. Ein solcher Druck muss ja auch auf der Zugseite zu Stande kommen, da bekanntlich bei der Biegung eines flächenförmigen Organes die beiden Seiten ihren Abstand zu verringern suchen.[1] Er reicht aber nicht aus, wenn der Drüseninhalt nicht schon vorher unter einem gewissen Drucke stand, der erst durch die Biegung die erforderliche Steigerung erfährt.

Dass in den Drüsen von *Ruta* thatsächlich ein sehr beträchtlicher hydrostatischer Druck herrscht, dass die Wand der Drüse auf den Inhalt und dieser auf die Wand und auf den Deckel drückt, davon kann man sich auf verschiedene Weise überzeugen. Sticht man auf nicht zu dünnen Blattquerschnitten eine intacte Drüse unter dem Mikroskope vorsichtig an, so wird durch die verletzte Wand der Öltropfen ganz plötzlich ausgestossen. Wenn man nicht zu dünne Oberflächenschnitte mit intacten Drüsen drückt, indem man mit einer Nadel- oder Bleistiftspitze auf das Deckgläschen einen einmaligen, ziemlich kräftigen Druck ausübt, so kann man unter dem Mikroskope direct beobachten, wie aus der entstandenen Ausführungsspalte das Secret in grösseren und kleineren Tröpfchen ejaculirt wird. Die stossweise Entleerung hält auch nach dem vom Experimentator ausgeübten Drucke eine zeitlang an. Sie ist erst nach 20—30 Secunden beendet.

Bevor ich nun auf die Art des Zustandekommens des in den Drüsen turgescirender Blätter herrschenden Druckes näher eingehe, habe ich den histologischen Bau der Drüse, speciell ihrer Wandung, eingehender zu besprechen.

Wie ich an anderer Stelle[2] gezeigt habe, wird bei *Ruta* der Drüsenraum schizogen angelegt und später erst lysigen erweitert. Man findet dann die ausgebildete Drüse von den

[1] Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., S. 160.

[2] G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, I. Aufl., 1884, S. 329. Vergl. auch W. Sieck, Die schizolysigenen Secretbehälter. Jahrb. für wissensch. Bot., 27. Bd., S. 197 ff.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Membran- und Plasmaresten der mehr oder weniger desorganisirten Secretzellen ausgekleidet. Umgeben wird die Drüse von einer Schicht aus lückenlos zusammenschliessenden Zellen, die, wenn man Alkoholmaterial zur Untersuchung verwendet hat, mehr minder abgeflacht sind, meist schräge Seitenwände und ziemlich dicke, lichte Aussen- und Innenwände besitzen. Ich habe diese Zellschicht früher ausschliesslich als eine Schutzhülle der Drüse aufgefasst und als solche bezeichnet. Da aber der Schutz der Drüse, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, jedenfalls nicht ihre Hauptfunction ist, so will ich sie hier einfach als »Drüsenwand« und ihre Zellen als »Wandzellen« bezeichnen.

Die Aussenwände der Wandzellen, welche direct an das Palissadengewebe und Schwammparenchym, stellenweise auch an Intercellularen grenzen, sind auch bei Betrachtung der Schnitte in Alkohol etwas verdickt und weisen Tüpfel auf. Die Seiten- und Innenwände dagegen sind in Alkohol zart und unverdickt. Erst nach Wasserzusatz quellen sie ziemlich stark auf, sowie nun auch die Aussenwände durch Quellung etwas dicker werden. Die »Dickwandigkeit« der Wandzellen ist also theilweise ein Kunstproduct. Man kann sich davon auch bei Betrachtung intacter Drüsen an dickeren Blattquerschnitten überzeugen.

Betrachtet man solche intacte Drüsen im optischen Querschnitt (Taf. II, Fig. 8), so sieht man, dass der grosse Secrettropfen den Drüsenraum fast vollständig ausfüllt. Zwischen ersterem und der Drüsenwand tritt eine ganz schmale Zone auf: die zusammengepressten Reste der desorganisirten Secretzellen. In einem gegebenen Falle betrug der Längsdurchmesser des ellipsoidischen Secrettropfens 0·075 *mm*, die Dicke der desorganisirten Randzone 0·005 *mm*. Die angrenzende Drüsenwand besteht aus ganz abgeflachten, dünnwandigen Zellen; bloss die Aussenwände sind, wie schon oben erwähnt, etwas verdickt.

Sticht man eine solche intacte Drüse an, so wird zunächst der Secrettropfen ausgestossen. Die flachen Wandzellen verändern nun rasch ihre Form; schon nach einer halben Minute haben sie ihre Innenwände in den Drüsenraum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hinein stark vorgewölbt und sind zu grossen Blasen geworden. Diese blasige Form der Wandzellen kann man natürlich noch deutlicher auf dünneren Querschnitten beobachten, wo zwar die Drüse angeschnitten, ein Kranz von Wandzellen aber intact geblieben ist (Taf. I, Fig. 11). Die angeschnittenen Wandzellen dagegen behalten annähernd ihre flache Gestalt und zeigen bloss angequollene Zellwände (Fig. 12).

Die Umgestaltung der flachen Wandzellen zu rundlichen Zellblasen nach Entleerung der Drüse bei Wasserzutritt weist auf das reichliche Vorhandensein osmotisch wirksamer Substanz im Zellinhalte hin. Vielleicht steht damit in Zusammenhang, dass die Wandzellen ziemlich zahlreiche, kleine, blasse Chloroplasten enthalten, in denen sich stets Stärkeeinschlüsse nachweisen lassen, auch dann, wenn solche den angrenzenden Assimilationszellen fehlen. Die Wandzellen verhalten sich in dieser Hinsicht ähnlich wie die Schliesszellen des Spaltöffnungsapparates. Nach Plasmolyse der blasigen Wandzellen durch Kalisalpeterlösung oder Glycerin tritt zwar eine geringe Contraction der Zellen ein, die ursprünglich abgeflachte Gestalt wird aber nicht wieder erreicht; die Zellen bleiben blasig, die vorgewölbte Innenmembran zeigt Neigung zur Faltenbildung. In Folge der raschen und enormen Wasseranziehung sind also die Innenwände der Wandzellen weit über ihre Elasticitätsgrenze hinaus gedehnt worden. Die Dehnung kann 55—80% der ursprünglichen Wandlänge betragen.

Die Wandzellen der intacten Drüse besitzen nach all dem einen hohen Turgor; ihr starkes Ausdehnungsbestreben wird aber durch den Drüseninhalt gehemmt. Sie üben sonach auf diesen einen bedeutenden Druck aus, und dieser Druck ist es, der, wenn er durch eine Biegung des Blattes gesteigert wird, zur Entstehung der Ausführungsspalte und zur Ejaculation des Drüseninhaltes führt.

Wenn die Plasmareste der desorganisirten Secretzellen einen der Drüsenwand anliegenden lebenden Plasmabeleg mit einer continuirlichen Plasmahaut bilden würden, dann wäre es natürlich auch möglich, dass der im Drüsenraume herrschende Druck hier selbst erzeugt wird. Die Drüse mit ihrer Wandschicht wäre dann eben mit einer einzelnen turgescirenden

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zelle zu vergleichen. Doch liegt gar kein Anhaltspunkt für die Annahme vor, dass die Plasmareste der aufgelösten Secretzellen einen lebenden Plasmakörper bilden. Und die wichtigste Voraussetzung, das Vorhandensein einer der Drüsenwand anliegenden continuirlichen Plasmahaut, ist schon deshalb ausgeschlossen, weil die die Drüsenwand auskleidenden Membranreste der Secretzellen die Bildung einer ununterbrochenen Plasmahaut so gut wie unmöglich machen.

Wenn wir daher den Deckel der Drüse als den einen, passiven Theil des Entleerungsapparates der Drüse bezeichnen,[1] in dem die Ausführungsspalte entsteht, so ist die Wand der Drüse als der zweite, active Theil des Entleerungsapparates anzusehen, welcher den zur Spaltbildung und zur Ejaculation des Secretes erforderlichen Druck erzeugt.

Dieser Druck reicht aber für sich allein auch in sehr turgescenten Blättern nicht aus, um den erwähnten Effect zu erzielen. Es muss jedenfalls eine durch einen äusseren Eingriff bewirkte Drucksteigerung in der Drüse hinzutreten. Um einen *Ruta*-Spross in den Zustand grösstmöglicher Turgescenz zu versetzen, habe ich in denselben, wie bei meinen Hydathoden-Untersuchungen, mittelst einer 25—35 *cm* hohen Quecksilbersäule Wasser eingepresst und dafür gesorgt, dass die umgebende Luft möglichst feucht war. Nach 24 Stunden war an den Blatträndern reichliche Wasserausscheidung zu beobachten, der Spross war äusserst turgescent, allein von einer spontan stattgefundenen Entleerung der Drüsen war nichts zu sehen. Wohl aber genügte jetzt schon ein schwaches Schütteln des Sprosses, um sofort den charakteristischen Geruch des Secretes auftreten zu lassen, ein Zeichen, dass nunmehr eine Anzahl von Drüsen entleert wurde. Schon eine schwache Biegung der Fiederblättchen reichte jetzt hin, um die mit der Lupe wahr-

[1] Strenggenommen ist es nicht ganz richtig, den Deckel als den passiven Theil des ganzen Apparates hinzustellen, denn die stark turgescirenden Deckzellen drücken jedenfalls auch auf den Inhalt der Drüse. Die dadurch bewirkte Drucksteigerung kann aber im Verhältniss zu dem von den Wandzellen ausgeübten Drucke nur eine geringfügige sein. Die Hauptfunction des Deckels liegt jedenfalls in der Bildung der Ausführungsspalte.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nehmbare Ejaculation des Drüseninhaltes herbeizuführen. Nach dem Vorausgegangenen bedarf dies keiner weiteren Erklärung.

Wenn man entleerte Drüsen acht Tage nach der Entleerung untersucht, so findet man, dass das über dem Deckel und den benachbarten Epidermiszellen ausgebreitete Secret zu einer braunen, grobkörnigen, harzigen Masse eingetrocknet ist, die einen luftdichten Abschluss des Drüseninneren bewerkstelligt. Besondere Einrichtungen zum Schutze der Drüsenwand und des angrenzenden Assimilationsgewebes sind demnach nicht nöthig. Die abgestorbenen, braungelb gefärbten Plasmareste des Drüsenraumes bilden einen grobkörnigen Beleg der Wandzellen, die ihre Innenwände mehr minder vorgewölbt und häufig auch etwas verdickt haben; die an den Drüsenraum grenzende zarte Membranlamelle löst sich in Schwefelsäure nur langsam oder gar nicht. Es scheint also Cutinisirung derselben stattgefunden zu haben.

Boenninghausenia albiflora Rchb.

Die fiedertheiligen Blätter dieses in Khasia, in der gemässigten Region des Himalaya, in den Gebirgen Chinas und Japans[1] einheimischen Krautes sind dünn und zart. Die beiderseitigen subepidermalen Drüsen zeigen in Bezug auf ihren Entleerungsapparat in allen wesentlichen Punkten dieselben Verhältnisse, wie jene von *Ruta*, nur sind sie kleiner und in jeder Hinsicht zarter gebaut. Die Spaltwände des zwei- bis sechszelligen Deckels sind etwas dicker als die Seitenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen, tüpfellos und stärker lichtbrechend. Die Ausführungsspalten sind bis zu 3·5 μ breit. Die Wandzellen sind zartwandig und wölben sich in entleerten Drüsen blasig nach innen vor. Ihren Aussenwänden sind grosse Chlorophyllkörner angelagert.

Dictamnus albus L.

Die schon so oft untersuchten inneren Drüsen dieser Pflanze treten fast ausschliesslich unter der Epidermis der

[1] Vergl. Engler-Prantl, Pflanzenfamilien, III. Th., 4. Abth., S. 129.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Blattoberseite auf. Der Deckel ist nur wenig eingesenkt und besteht in der Regel aus 4 Zellen, von der schon bei *Ruta* beschriebenen Anordnung. Die Deckzellen sind niederer als die angrenzenden Epidermiszellen (Taf. II, Fig. 4); ihre schwach vorgewölbten Aussenwände sind weit dünner, als die gewöhnlichen Epidermisaussenwände und bestehen so wie diese bloss aus Celluloseschichten, denen direct die derbe Cuticula aufgelagert ist. Dieselbe ist mit kräftigen, nach aussen vorspringenden Cuticularleistchen besetzt, welche radienartig gegen den Deckel zu strahlen, auf diesem aber fehlen. Die Spaltwände sind getüpfelt und werden von einer zarten Mittelschicht durchsetzt, die sich unten wieder knopf- oder ⊥-förmig verbreitert. Von Safranin und Methylenblau wird sie intensiv gefärbt. Die Innenwände der Deckzellen, sowie der unmittelbar angrenzenden Epidermiszellen sind ziemlich stark verdickt, während die Innenwände der übrigen Epidermiszellen zart sind.

Eriostemon myoporoides DC.

Die einfachen, lanzettlichen Blätter dieses in Ostaustralien einheimischen Strauches besitzen beiderseits grosse Öldrüsen. Die der Unterseite sind meist grösser, kugelig, die der Oberseite von birnförmiger Gestalt. Man muss das Blatt sehr stark biegen, um die Ejaculation des Drüseninhaltes zu erzielen. Am leichtesten werden die auf der Oberseite längs des Blattrandes gelagerten Drüsen entleert. Die grossen kugeligen Drüsen der Unterseite bleiben auch bei stärkster Biegung stets geschlossen. Einzelne Drüsen der Unterseite sind, sowie jene der Oberseite, kleiner und von birnförmiger Gestalt; sie können gleichfalls entleert werden.

Dem verschiedenen Verhalten der beiderlei Drüsen entspricht ein verschiedener Bau des Deckels, beziehungsweise der Deckzellen. Der runde Deckel der grossen Drüsen ist zehn- bis zwölfzellig; seine Zellen weichen von den gewöhnlichen Epidermiszellen nur wenig ab; speciell gilt dies vom Bau der Aussen- und Seitenwände. Die Cuticularschichten der ersteren besitzen zapfenförmige, sich zuspitzende Fortsätze, die in den Zellecken in die Seitenwände eindringen, doch nicht bis zu den Innenwänden reichen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Deckel der kleinen birnförmigen Drüsen sind wie bei *Ruta* eingesenkt und in der Regel vierzellig. Die Anordnung der Zellen ist gleichfalls dieselbe, doch beruht die Vierzelligkeit häufiger als bei *Ruta* auf gewöhnlicher Kreuztheilung. Auf Querschnitten besitzen die Deckzellen im turgorlosen Zustande eine mehr minder keilförmige Gestalt (Taf. II, Fig. 9, 11), weil nämlich die Spaltwände meist bedeutend niederer sind (oft doppelt so niedrig) als die Rückenwände. Dass diese geringe Höhe der Spaltwände ihr Auseinanderweichen begünstigen muss, ist einleuchtend. Die Cuticularschichten der gewöhnlichen Epidermiszellwände setzen sich ohne stoffliche Änderung auch auf die Aussenwände der Deckzellen fort, zumeist allerdings in geringerer Dicke. Über den Spaltwänden besitzen die Cuticularschichten zarte leistenförmige Fortsätze (die »Mittelschicht«), welche die Spaltwände in ihrer ganzen Höhe bis in die Innenwände hinein durchsetzen (Fig. 10, 11). Sie enden in dieser mit einer im Querschnitt knöpfchenförmigen Anschwellung. Bisweilen setzt sich an sie noch eine schmale Querleiste an, so dass der Querschnitt ⊥-förmig wird (Fig. 12). Mit Methylenblau nimmt dieser leistenförmige, an seinem unteren Ende verdickte Fortsatz eine intensiv blaue Farbe an, was auf Vorhandensein von Pectinstoffen neben Cutinsubstanz hinweist. Behandelt man dünne Oberflächenschnitte, die so liegen, dass die Unterseiten der Deckel nach oben gekehrt sind, mit Schwefelsäure, so bleiben die unten verbreiterten Cuticularleisten ungelöst (Fig. 13); man sieht jetzt, dass sie nicht überall gleich breit sind, sondern sich gegen die Rückenwände zu verschmälern und hier spitz auslaufen. Ferner sieht man, dass sie von den quellenden Mittellamellen gespalten werden. Dasselbe kann man auf zarten Querschnitten beobachten. Hier sieht man besonders schön, wie die Mittellamelle, welche die Cuticularschichten über der Spaltwand im ungequollenen Zustande als eine äusserst zarte Linie bis zur Cuticula durchquert, bei vorsichtigem Schwefelsäurezusatz breiter wird.

Die in die Spaltwände eindringenden Cuticularleisten, respective Mittelschichten, werden also in ihrer ganzen Höhe von einer zarten Mittellamelle durchsetzt, in welcher die Spaltung bei der Entleerung der Drüsen erfolgt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Ausführungsspalte sieht in der Oberflächen- und Querschnittsansicht genau so aus wie bei *Ruta* (Fig. 9).

Die Drüsenwand ist derb gebaut und besteht aus 1 bis 3 Zellschichten. Die Zellen sind wie bei *Ruta* flach und ziemlich dickwandig. Bei den grossen kugeligen Drüsen der Blattunterseite ist auch unter dem Deckel eine Wandzellschicht mit verdickten Zellwänden vorhanden. Dies deutet gleichfalls darauf hin, dass diese Drüsen nicht zur Entleerung eingerichtet sind. Bei den angeschnittenen birnförmigen Drüsen sind die Innenwände der innersten Wandzellen zwar ziemlich zart und gegen den Drüsenraum zu etwas vorgewölbt, doch kommt es hier nicht zur Bildung solcher Zellblasen wie bei *Ruta*. Der Druck, den die Wandzellen auf den Drüseninhalt ausüben, scheint also nicht so stark zu sein, wie bei der eben genannten Pflanze. Damit steht wahrscheinlich in Zusammenhang, dass zur Entleerung der Drüsen eine stärkere Biegung des Blattes nothwendig ist. Übrigens muss ich bemerken, dass ich die Untersuchung im November an einem im Kalthause befindlichen Exemplar anstellte. Vielleicht geht die Entleerung der Drüsen an den natürlichen Standorten der Pflanze leichter vor sich.

Agathosma pubescens Willd.

Das kleine ericoide Blatt dieses im Capland einheimischen Strauches besitzt auf seiner Oberseite eine mit schleimig verdickten Innenwänden versehene Epidermis, unter welcher keine Öldrüsen vorkommen. Solche treten in spärlicher Anzahl bloss auf der Blattunterseite auf, deren Epidermiszellen in der Umgebung der Drüsendeckel keine verschleimten Innenwände besitzen. Der Deckel ist nur ganz wenig oder gar nicht eingesenkt und besteht aus 5—9 Zellen. Die Aussenwände der Deckzellen sind ebenso dick als die der benachbarten Epidermiszellen, und das Gleiche gilt auch bezüglich der mächtigen Cuticularschichten (Taf. II, Fig. 5). Dafür treten über den Spaltwänden tiefe, die Cuticularschichten durchsetzende Rinnen auf, so dass dort, wo bei Entstehung der Ausführungsspalte die Durchreissung der Cuticularschichten zu erfolgen hat, diese letzteren von grosser Zartheit sind. Sie setzen sich hier in eine die Spaltwände in ihrer ganzen Höhe durchsetzende Leiste (Mittelschicht)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

fort, die sich unten im Querschnitte knopfförmig verbreitert, mit Safranin sich intensiv tingirt und von einer zarten, doch scharf differenzirten Mittellamelle durchzogen wird.

Pilocarpus pinnatifolius Lem.

Bei Biegungen der Fiederblätter tritt ober- und unterseits mit Leichtigkeit die Entleerung der subepidermalen Drüsen ein. Der schwach eingesenkte Deckel ist drei- bis siebenzellig, meist vierzellig; die Deckzellen, auf der Blattoberseite etwas grösser als die gewöhnlichen Epidermiszellen, zeigen eine sehr verschiedenartige Anordnung und besitzen einen stark lichtbrechenden Inhalt, der sich mit Kaliumbichromat braun färbt. Die angrenzenden Epidermiszellen umsäumen ringförmig den Deckel. Auf Querschnitten sieht man, dass die Deckzellen sehr flach, um vieles niederer sind als die benachbarte Epidermis (Taf. II, Fig. 1). Ferner fällt die relative Dünnwandigkeit der Aussenwände der Deckzellen gegenüber den sehr dicken Aussenwänden der gewöhnlichen Epidermiszellen auf. Die Cuticularschichten der letzteren setzen sich auch in den Aussenwänden der Deckzellen fort, doch sind sie weit zarter und entbehren natürlich jener breiten, gegen die Seitenwände vorspringenden Cuticularleisten, welche an den gewöhnlichen Epidermiszellen zu beobachten sind. Die Spaltwände der Deckzellen sind reich getüpfelt; auch die Rückenwände zeigen Tüpfelung. Auf Querschnitten färben sich die Aussenwände, die Spaltwände und die an diese angrenzenden Partien der Innenwände der Deckzellen mit Methylenblau ziemlich intensiv. Safranin färbt die Cuticularschichten der gewöhnlichen Epidermiszellen, besonders die Leisten derselben kirschroth, die eben genannten Membranen und Wandtheile der Deckzellen dagegen intensiv scharlachroth. Die Seitenwände der Epidermis bleiben farblos. Die Spaltwände zeigen auch mit Anilinblau lebhafte Färbung. Dieselben enthalten also reichlich Pectinstoffe und auch Callose. Die Mittelschichten der Spaltwände, welche wieder von der Cuticula aus die Cuticularschichten durchsetzen, sich zwischen den Innenwänden (auf Querschnitten) knötchenförmig verbreitern und offenbar ganz aus Pectinstoffen bestehen, sind sehr quellungsfähig, so dass schon beim

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Erhitzen mit Wasser die Trennung der Spaltwände erfolgt. Sehr schön lässt sich dies auch auf Oberflächenschnitten nach Zusatz von Schwefelsäure beobachten.

Die Ausführungsspalten, wie sie beim Biegen des Fiederblattes entstehen, reichen bis zu den Rückenwänden des Deckels; ja selbst letztere können sich spalten, respective den Bau und die chemische Beschaffenheit der Spaltwände zeigen (Fig. 7).

Die Drüsenwand ist im Wesentlichen wie bei *Ruta* gebaut. Ein blasenförmiges Anschwellen der Wandzellen entleerter Drüsen habe ich nicht beobachtet.

Skimmia japonica Thbg.

Das lederartige ganzrandige Blatt dieses Strauches besitzt auf Ober- und Unterseite subepidermale Drüsen. Die Epidermiszellen sind wellig contourirt, so dass die Deckzellen mit ihren geraden Spaltwänden, die reich getüpfelt sind, auf Oberflächenschnitten sich scharf von jenen abheben. Auch auf Querschnitten grenzt sich der Deckel gegen die benachbarte Epidermis scharf ab. Die Aussenwände derselben sind nämlich auf der Blattoberseite mehr wie doppelt so dick als die Aussenwände der Deckzellen; dabei findet kein allmäliger Übergang statt, sondern über den Rückenwänden der Deckzellen setzen die dünnen Aussenwände des Deckels ganz unvermittelt an die dicken Aussenwände der Epidermis an, so dass hier häufig ein scharf einspringender Winkel entsteht (Taf. II, Fig. 2).

Die Cuticularschichten der Epidermis setzen sich, entsprechend verdünnt, auch über den Deckel fort. In den Aussenwänden der ersteren sind sie sehr mächtig entwickelt, viel dicker als die Celluloseschichten, und mit einem Leistennetze versehen, welches die niederen Seitenwände ganz durchsetzt. An ihrem unteren Rande sind diese Cuticularleisten fussartig verbreitert. Schon die in die Rückenwände der Deckzellen einspringenden Leisten sind weit schmäler und keilförmig zugeschärft; über den Spaltwänden sind sie bloss angedeutet. Behandelt man einen Querschnitt mit Schwefelsäure, so bieten die ungelöst bleibenden Cuticularschichten mit ihren Leisten das in Fig. 3 dargestellte Aussehen dar.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die die Spaltwände durchsetzende Mittelschicht ist an ihrem Ende ⊥-förmig verbreitert und färbt sich mit Safranin sehr intensiv.

Die Drüsenwand mit mässig verdickten Zellwänden zeigt nichts Besonderes.

Zur Entleerung des Secretes ist eine starke Biegung des Blattes nothwendig. Doch ist zu bemerken, dass das Gewächshausexemplar, das mir zur Verfügung stand, kein ganz gesundes Aussehen zeigte. Die Blätter besassen eine gelbgrünliche Farbe.

Amyris maritima Jacq.

Die gedreiten Blätter dieses vom südlichen Florida bis Martinique verbreiteten Baumes sind mit äusserst zahlreichen Drüsen versehen, die sowohl unter der oberen, wie der unteren Epidermis auftreten. Bei Biegungen des Blattes werden die Drüsen beiderseits leicht entleert. Der Drüsendeckel ist gewöhnlich vierzellig und wird von den angrenzenden, tangential gestreckten Epidermiszellen kranzförmig umgeben. Die getüpfelten Spaltwände zeichnen sich häufig durch auffallende Dicke aus. Die Ausführungsspalten zeigen das gewöhnliche Aussehen. Die Zellen der Drüsenwand sind ziemlich zartwandig.

Citrus Aurantium L.

Die Entleerung der Drüsen bei Biegungen des Blattes erfolgt ziemlich leicht. Der eingesenkte Drüsendeckel ist vier- bis mehrzellig. Die kleinen, keine regelmässige Anordnung zeigenden Deckzellen sind etwas flacher als die angrenzenden Epidermiszellen und besitzen dünnere Aussenwände, was auf die grosse Zartheit ihrer Cuticularschichten zurückzuführen ist. Die gewöhnlichen Epidermiszellen dagegen weisen kräftige Cuticularschichten mit ansehnlichen Leisten über den Seitenwänden auf. Die Spaltwände sind sehr zart, getüpfelt[1] und weisen an Stelle der Cuticularleisten eine pectinisirte Mittelschicht mit knopfförmig verbreitertem, unteren Rande auf, die sich mit Safranin und Methylenblau intensiv färbt. Die Färbung greift auch auf die Innenwände über.

[1] Vergl. Höhnel, Anatomische Untersuchungen über einige Secretionsorgane der Pflanzen. Diese Sitzungsberichte, 84. Bd., 1. Abth., 1881, S. 577.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Drüsenwand ist ziemlich derb gebaut, zwei- bis dreischichtig. Häufig sieht man unter dem Deckel eine Lage zartwandiger, stark turgescirender Wandzellen sich hinziehen, die bei der Entleerung gleichfalls auseinanderweichen.

Dass sich aus den Fruchtschalen reifer Orangen das ätherische Öl der zahlreichen Drüsen durch einen starken Druck leicht herausspritzen lässt, ist längst bekannt.[1] Die Drüsendeckel sind je nach der sehr verschiedenen Grösse der Drüsen vier- bis mehrzellig. Die Deckzellen sind nicht selten durch perikline Wände in zwei Etagen getheilt. Ihre Spalt- und Aussenwände zeigen im Wesentlichen dieselbe Beschaffenheit wie im Blatte. Die Ausführungsspalte entsteht im Deckel stets nur in gewohnter Weise durch Trennung in den Spaltwänden (Taf. II, Fig. 6). Hat man aber einen sehr starken Druck angewendet, so dass die Spalte über den Deckel in die umgebende Epidermis hineinreicht, so folgt sie hier nicht den Zellgrenzen. Die Zellen selbst, respective ihre Aussen- und Innenwände, werden durchrissen; der Widerstand ist hier also geringer als in den Seitenwänden. Daraus ergibt sich also gleichfalls, dass das vom Bau und der chemischen Beschaffenheit der gewöhnlichen Epidermisseitenwände abweichende Verhalten der Spaltwände des Deckels auf die Präformirung von Stellen, wo die Ausführungsspalten entstehen sollen, abzielt.

Die Drüsenwand ist sehr derb gebaut und besteht aus 3—5 Lagen flachgedrückter, meist sehr dickwandiger Zellen. In 2—3 Lagen kleiner dünnwandiger Elemente bekleidet die Drüsenwand auch die Unterseite des Deckels; hier muss also bei der Entleerung die Wand zerrissen werden. Dass der Drüseninhalt unter einem bedeutenden Drucke steht, geht, wie bei *Ruta*, auch daraus hervor, dass an angeschnittenen Drüsen die innersten unversehrten Wandzellen in Wasser sehr rasch zu grossen, fast kugeligen Zellblasen anschwellen.

Zusammenfassung und Schlussbemerkungen.

Die vorstehenden Untersuchungen haben ergeben, dass bei allen daraufhin untersuchten Rutaceen die inneren Drüsen mit

[1] Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., S. 193.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Einrichtungen versehen sind, welche eine Entleerung des Secretes nach aussen ermöglichen. Der Entleerungsapparat besteht aus zwei Bestandtheilen, einem passiven, dem Drüsendeckel, und einem activen, der Drüsenwand.

Der Deckel setzt sich aus zwei bis zahlreichen, in den meisten Fällen aus vier Deckzellen zusammen, welche metamorphosirte Epidermiszellen vorstellen. Ihre Gestalt, sowie der Bau und die chemische Beschaffenheit ihrer Zellwände ist eine derartige, dass an präformirten Stellen, in den Spaltwänden, die Ausführungsspalten entstehen. Ihre Bildung wird zunächst durch die flache Gestalt der Deckzellen begünstigt, indem so die zu durchtrennenden Spaltwände nur eine geringe Höhe besitzen. Bei *Eriostemon myoporoides* sind die Deckzellen keilförmig, d. h. gegen die Spaltwände zu verschmälert. Ferner ist es vortheilhaft, dass die Aussenwände der Deckzellen, oder wenigstens ihre Cuticularschichten, gewöhnlich bedeutend dünner sind als die der angrenzenden Epidermiszellen. Der Übergang zu dieser geringeren Wanddicke ist in der Regel ein allmäliger, bei *Skimmia japonica* dagegen ein ganz plötzlicher. Bei *Agathosma pubescens* sind die Cuticularschichten der Deckzellen ebenso mächtig, wie die der gewöhnlichen Epidermiszellen; eine tiefe Furche, welche die Cuticularschichten über den Spaltwänden durchsetzt, erleichtert hier die Bildung der Ausführungsspalte. Am wichtigsten ist aber die Beschaffenheit der Seitenwände der Deckzellen, der Spaltwände. Dieselben werden von einer bald zarten, bald dickeren Mittelschicht durchzogen, welche nach den erzielten Färbungen vorwiegend aus Pectinstoffen, bei *Ruta* und *Pilocarpus* auch aus Callose besteht. In morphologischer Hinsicht entspricht diese Mittelschicht wohl in allen Fällen einer tief einspringenden Cuticularleiste, die bis in die Innenwände hineinreicht und sich hier auf dem Querschnitt knopf- oder ⊥-förmig verbreitert. Wo diese Leiste dicker ist, lässt sich in ihr noch eine sehr zarte Mittellamelle nachweisen, die auch die Cuticularschichten durchsetzt und bis zur Cuticula reicht; in ihr erfolgt dann die Spaltung der Wände. Bei *Ruta* setzt sich die stoffliche Änderung, welche diese Cuticularleisten erfahren haben, auch auf die Aussenwände der Deckzellen fort; bloss über den Spaltwänden ist ein

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schmaler faserförmiger Wandstreifen cuticularisirt, sonst sind aber die »Cuticularschichten« der Aussenwände nicht cuticularisirt, sondern pectinisirt und auch callosehältig.

Die ein- bis dreischichtige Drüsenwand besteht aus flachen, lückenlos aneinanderschliessenden Zellen, deren Wände zart oder mehr minder verdickt sind. Die Hauptaufgabe dieser Zellen, beziehungsweise ihrer innersten Lage, besteht darin, durch ihren starken Turgor auf den Drüseninhalt einen Druck auszuüben. Dieser Druck reicht aber zur Entleerung der Drüse, respective zur Bildung der Ausführungsspalte nicht aus. Eine spontane Entleerung des Drüseninhaltes findet nicht statt. Sie tritt erst ein, wenn durch Biegungen des Blattes eine Drucksteigerung herbeigeführt wird; dabei begünstigt die Zugspannung, der die Zellen des Deckels auf der Convexseite des gebogenen Blattes unterworfen sind, die Entstehung der Ausführungsspalte.

Wenn ich auch nur eine geringe Anzahl von Rutaceengattungen untersucht habe, die aber sämmtlich den geschilderten Entleerungsapparat ihrer Drüsen aufweisen, so glaube ich doch, dass eine eingehendere Untersuchung bei der überwiegenden Mehrzahl der so zahlreichen Gattungen dieser Familie das Vorhandensein der beschriebenen Einrichtungen ergeben würde. Dass nicht alle subepidermalen Drüsen der Rutaceen entleerbar sind, zeigen aber die grossen kugeligen Drüsen der Blattunterseite von *Eriostemon myoporoides*.

Ob auch in anderen Familien mit inneren Drüsen ähnliche Entleerungsapparate vorkommen, die bei Biegungen der Blätter in Action treten, habe ich nicht untersucht.[1] Ich halte es aber

[1] Bei *Myrtus communis* kann man allerdings bei starken Biegungen des Blattes die Entleerung der beiderseitigen Drüsen beobachten, allein die 2—4 flachen Deckzellen weichen nicht durch Trennung von Spaltwänden auseinander, sondern es werden Risse in ihren Aussen- und Innenwänden gebildet. Einrichtungen, welche dieses Zerreissen der Deckzellen selbst erleichtern sollten, lassen sich nicht sicher nachweisen. Allerdings sind die Aussenwände der flachen Deckzellen dünner als die der angrenzenden Epidermiszellen, dafür sind aber die Innenwände ziemlich stark verdickt, und überdies bekleidet das Secretionsepithel auch die Unterseite des Deckels. Die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

für wahrscheinlich, da in der Literatur verschiedene Angaben darüber vorliegen, dass die über den inneren Drüsen befindlichen Epidermiszellen eine abweichende Gestalt und Membranbeschaffenheit aufweisen. Solche Angaben finden sich z. B. in Tschirch's »Angewandter Pflanzenanatomie« (S. 499) und in v. Höhnel's oben citirter Abhandlung (S. 570, 577). Selbstverständlich berechtigt ein solches abweichendes Verhalten der betreffenden Epidermiszellen noch nicht ohneweiters zu der Annahme, dass dasselbe mit einer Entleerung der Drüsen zusammenhängt. Darüber kann in jedem einzelnen Falle nur das Experiment und eine genaue histologische Untersuchung entscheiden.

Nicht unerwähnt soll bleiben, dass die Entleerbarkeit der inneren Drüsen bei Rutaceen die Anwendung der Bezeichnung »innere Drüsen«, die von einigen Seiten angefochten worden ist, nunmehr doppelt berechtigt erscheinen lässt.

Schliesslich mag noch mit einigen Worten die biologische Bedeutung der besprochenen Einrichtungen gestreift werden. Nicht mit Unrecht dürfte man in der mehr minder leichten und stets raschen Entleerung der Drüsen bei Biegungen der Blätter eine Schutzeinrichtung gegen grössere Thiere erblicken, die von ihren Angriffen abgeschreckt werden, wenn ihnen schon bei blosser unsanfter Berührung der betreffenden Pflanze ein vorher nicht bemerkbarer, intensiver Geruch entgegenschlägt. Die gleiche Art des Schutzes gegen stärkere Feinde ist ja bekanntlich auch im Thierreich ausserordentlich verbreitet. In manchen Fällen mag die schon durch die Bewegung der Blätter im Winde erzielte Entleerung der Drüsen dazu dienen, die Blattoberflächen mit einem als Transpirationsschutz dienenden Lacküberzuge zu versehen.

Seitenwände der Deckzellen sind meist S-förmig gewellt und oft mit auffallend starken Verdickungen versehen. Inwieweit auch bei *Myrtus* von einem Entleerungsapparat gesprochen werden kann, müssen erst genauere Untersuchungen lehren. Jedenfalls liegt hier ein ganz anderer, und zwar weniger vollkommener Typus vor als bei den Rutaceen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Sämmtliche Figuren dieser Tafel beziehen sich auf *Ruta graveolens*.

Fig. 1. Drüsendeckel von oben gesehen, mit schmaler Ausführungsspalte; zwei Spaltwände sind intact geblieben. Vergr. 590.

Fig. 2. Desgleichen; Ausführungsspalte breiter. Vergr. 640.

Fig. 3. Desgleichen; sämmtliche Spaltwände haben sich bis auf die Ansatzstreifen an den Rückenwänden gespalten; Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. 680.

Fig. 4. Intacter Drüsendeckel nach Färbung mit Hämatoxylin; die Spaltwände sind intensiv tingirt. Vergr. 500.

Fig. 5. Zweizelliger Drüsendeckel mit den angrenzenden Epidermiszellen. Vergr. 580.

Fig. 6. Eine Spaltwand mit den angrenzenden Partien der Aussen- und Innenwände zweier Deckzellen in der Querschnittsansicht. Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. circa 1300.

Fig. 7. Aussenwände zweier Deckzellen mit den angrenzenden Partien der Spalt- und Rückenwände, sowie der Aussenwände der benachbarten Epidermiszellen (Querschnitt). Zwischen den Deckzellen die Ausführungsspalte. Die pectinisirten Schichten der Aussen- und Spaltwände haben sich mit Hämatoxylin schwarzviolett gefärbt. Vergr. circa 1000.

Fig. 8. Schematische Querschnittsansicht einer Spaltwand und der angrenzenden Partien der Aussen- und Innenwände zweier Deckzellen. *cu* Cuticula, *pe* die den Cuticularschichten morphologisch entsprechenden pectinisirten Schichten der Aussenwand, *ce* Celluloseschichten, *ms* Mittelschicht (chemisch metamorphosirte Cuticularleiste), *ml* Mittellamelle in derselben, *cuf* Cuticularfaser über der Spaltwand (vergl. den Text).

Fig. 9. Querschnitt durch den Drüsendeckel mit der Ausführungsspalte. Vergrösserung 650.

Fig. 10. Dreizelliger Drüsendeckel, von oben gesehen, nach Behandlung mit Schwefelsäure (vergl. den Text). Vergr. circa 1000.

Fig. 11. Querschnitt durch eine Drüse der Blattoberseite. Die Deckzellen sind intact geblieben. Die Wandzellen haben sich blasig erweitert. Der Drüseninhalt ist zum Theile ausgeflossen. Vergr. circa 500.

Fig. 12. Querschnitt durch den oberen Theil einer entleerten Drüse der Blattoberseite. Die Ausführungsspalte ist sehr breit. Vergr. circa 600.

Fig. 13. Theil eines Querschnittes durch den Deckel nach Bildung der Ausführungsspalte. Färbung mit Anilinblau. Die callosehältigen Schichten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Aussen- und Spaltwände haben sich blau gefärbt, was in der Figur durch einen grauen Ton angedeutet ist. Vergr. circa 1000.

Fig. 14. Drüsendeckel von oben gesehen, nach Färbung mit Anilinblau. Die blaue Farbe ist durch Grau ersetzt. Vergr. circa 500.

Fig. 15—18. Jüngere Entwickelungsstadien des Drüsendeckels.

Tafel II.

Fig. 1. Querschnitt durch den oberen Theil einer Drüse der Blattunterseite von *Pilocarpus pinnatifolius*. Zwischen den zwei Deckzellen rechts eine Ausführungsspalte. Vergr. 870.

Fig. 2. Querschnitt durch den oberen Theil einer Drüse und ihres Deckels von *Skimmia japonica*. Vergr. 660.

Fig. 3. Cuticularschichten der Epidermis und des Deckels nach Behandlung eines Querschnittes mit Schwefelsäure. Vergr. 500.

Fig. 4. Querschnitt durch die Epidermis und den Drüsendeckel von *Dictamnus albus*. Vergr. 480.

Fig. 5. Querschnitt durch Epidermis und Drüsendeckel von *Agathosma pubescens*. Über der Spaltwand mit der sie durchsetzenden Mittelschicht zeigen die Cuticularschichten eine tiefe Rinne. Vergr. circa 700.

Fig. 6. Oberflächenansicht eines Drüsendeckels mit Ausführungsspalte und der angrenzenden Epidermiszellen der Fruchtschale von *Citrus Aurantium*.

Fig. 7. Drüsendeckel mit Ausführungsspalte von *Pilocarpus pinnatifolius*. Vergr. 880.

Fig. 8. Intacte Drüse von *Ruta graveolens* im optischen Querschnitt (vergl. den Text). Vergr. 350.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Drüsendeckel mit Ausführungsspalte von *Eriostemon myoporoides*. Vergr. 720.

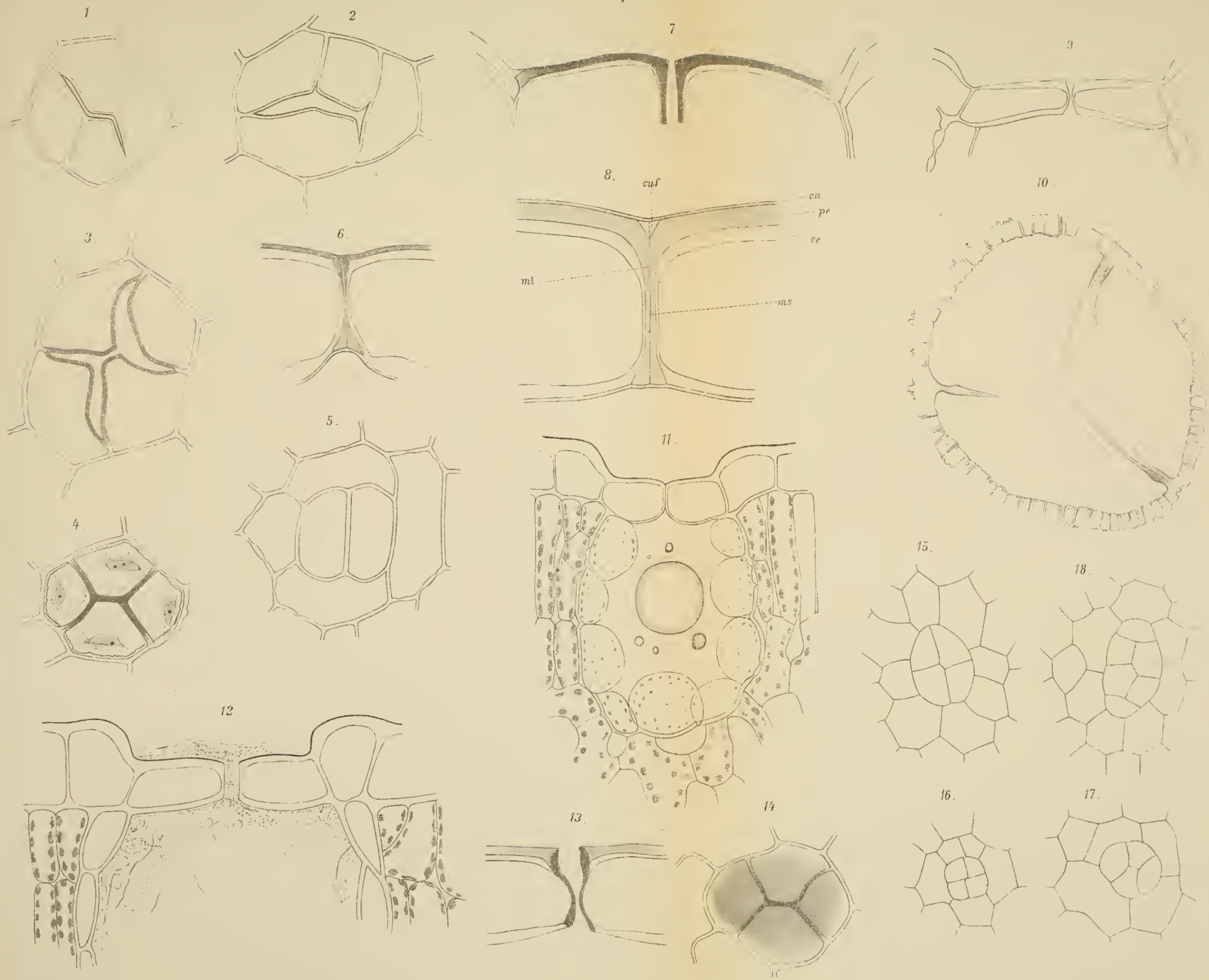
Fig. 10. Querschnitt durch die mittlere Partie des Drüsendeckels mit der Spaltwand und den angrenzenden Partien der Aussen- und Innenwände von *Eriostemon myoporoides*. Vergr. circa 1000.

Fig. 11. Querschnitt durch den oberen Theil einer Drüse der Blattoberseite von *Eriostemon myoporoides*. Vergr. 540.

Fig. 12. Querschnitt durch den Deckel einer Drüse der Blattunterseite von *Eriostemon myoporoides*.

Fig. 13. Oberflächenschnitt durch den untersten Theil des Deckels nach Behandlung mit Schwefelsäure; der verbreiterte untere Rand der Mittelschicht (Cuticularleiste) ist ungelöst geblieben; die Mittellamelle in dieser ist gequollen. Die Rückenwände der Deckzellen sind durch gestrichelte Linien angedeutet. Vergr. 650.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

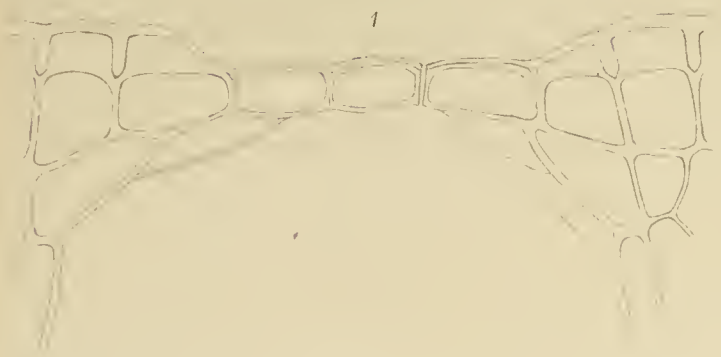


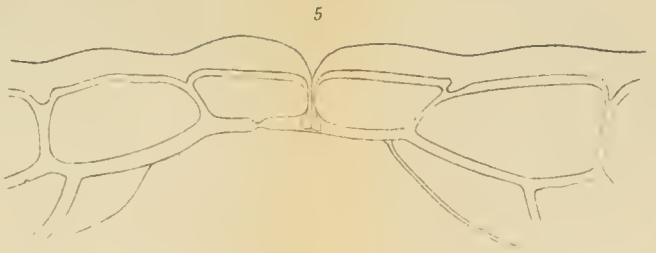
G. Haberlandt del.

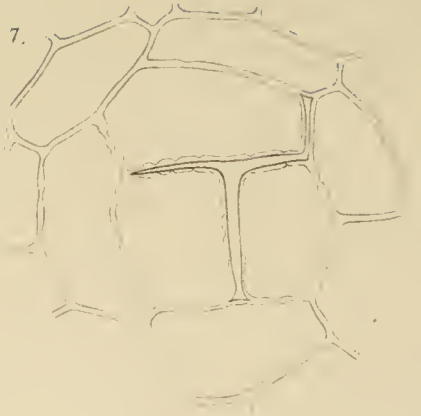
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

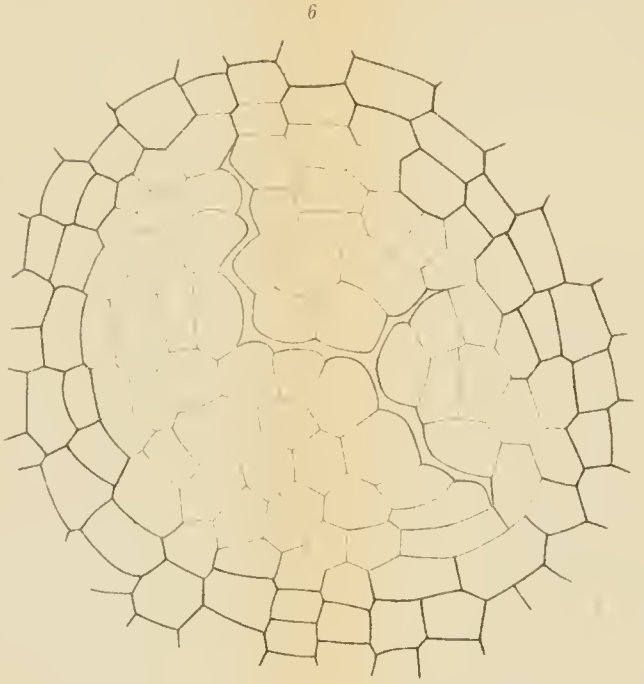
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

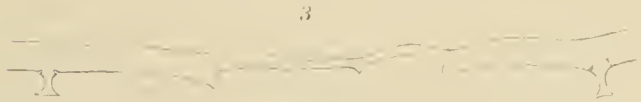
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

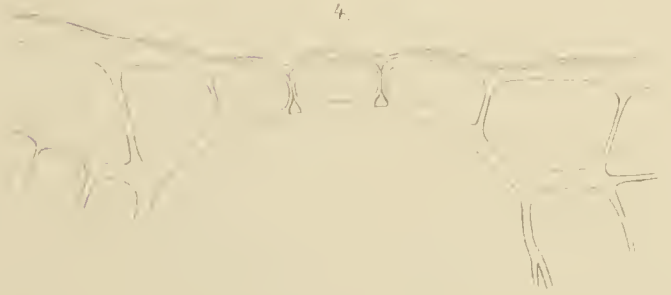


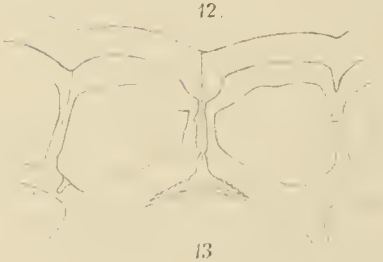


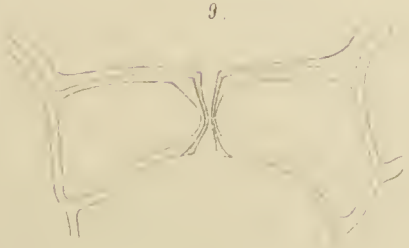


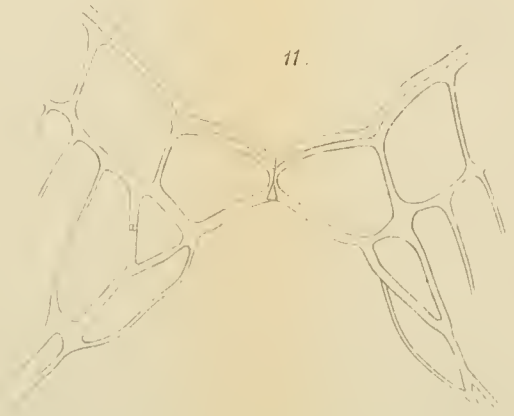












G. Haberlandt del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien